DOI:10.11931/guihaia.gxzw201812028

不同等级石漠化地区植物群落物种多样性及优势种叶片性状对环境因子的响应

张仕豪，熊康宁*，张俞，马学威，季传泽，闵小莹

(贵州师范大学喀斯特研究院/贵州省喀斯特山地生态环境国家重点实验室培育基地，贵阳 550001)

摘要：为探明不同等级石漠化对植物群落物种多样性和优势种叶片性状的变化规律，探讨其对环境因子的响应。以无、轻度、中度和重度石漠化地区植物群落为研究对象，通过Shannon-Wiener 多样性、Margalef 丰富度、Pielou 均匀度和 Simpson 多样性等多样性指数以及优势种 *LA*、*LT*、*LDMC* 和δ^{13}C 等叶片性状研究石漠化梯度上的物种多样性和叶片性状变化规律。结果表明：36 个样方共有维管植物 188 种，隶属 69 科 141 属。随着石漠化程度加剧，各物种多样性指数总体呈下降趋势；不同等级石漠化物种多样性差异：乔木层>灌木层>草本层。优势种 *LA* 随着石漠化程度的加剧呈降低趋势，而 *LT*、*LDMC* 和δ^{13}C 呈升高趋势，不同石漠化等级叶片性状具有显著差异（P<0.05）。结合 CCA 分析，表明土层厚度和土壤含水量是影响石漠化地区植物空间分布的最主要的影响因素；通过 RDA 分析，显示物种多样性指数与环境因子之间具有显著相关关系，其中速效钾、土壤含水量、碱解氮、土层厚度和有机质是影响物种多样性和植物叶片性状的主导因素。研究结果可为西南喀斯特植被生态保护和石漠化生态系统植被恢复具有一定的理论意义和指导价值。

关键词：石漠化程度，群落动态，植物排序，冗余分析，贵州

中图分类号：Q948　　　　**文献标识码**：A

Response of plant community species diversity and leaf traits of dominant species to environmental factors in different grades of rocky desertification areas

ZHANG Shihao, XIOGN Kangning* , ZHANG Yu, MA Xuewei, JI Chuanze, MIN Xiaoying

(*School of Karst Science, Guizhou Normal University/ State Key Laboratory Nomination for Karst Mountain Ecology Environment of Guizhou Province*, Guiyang 550001, China)

Abstract: In order to find out the change rule of different grade rocky desertification (RD) on plant community species diversity and leaf traits of dominant species, and to explore its response to environmental factors. Taking plant communities in non, slight, moderate and intense RD areas as research objects, the species diversity and leaf traits change rule on RD gradient were studied by diversity indices such as Shannon-Wiener diversity, Margalef richness, Pielou evenness and Simpson diversity, and leaf traits of dominant species such as *LA*, *LT*, *LDMC* and δ^{13}C. The

基金项目：国家“十三五”重点研发计划课题(2016YFC0502607)；贵州省研究生教育创新计划项目(黔教研合GZS 字[2016]04 号) [Supported by the National Key Research and Development Program of China in“ the 13th Five-year Plan”(2016YFC0502607); Guizhou Province Graduate Student Education Innovation Program Project(GZS[2016]04)]。

作者简介：张仕豪（1993-），男，河南平顶山人，硕士研究生，研究方向为喀斯特生态建设与区域经济，（Email）zshhao@163.com。

***通信作者**：熊康宁，硕士，教授，研究方向为喀斯特地貌洞穴、世界遗产和石漠化治理研究，（E-mail）xiongkn@163.com。

results showed that there were 188 vascular plants belonging to 69 families and 141 genera in 36 plots. As the degree of RD intensifies, the diversity index of each species generally showed a downward trend; The diversity of RD species in different grades was arbor layer > shrub layer > herb layer. The dominant species *LA* decreased with the increase of RD degree, while *LT*, *LDMC* and $\delta^{13}C$ showed an increasing trend, and the leaf traits of different RD grades were significantly different (P<0.05). Combined with CCA analysis, soil thickness (ST) and soil water content (SWC) were the most important factors affecting the spatial distribution of plants in RD areas; Through RDA analysis, there was a significant correlation between species diversity index and environmental factors, among which available K (AK), SWC, available nitrogen (AN), ST and soil organic matter (SOM) were the dominant factors affecting species diversity and plant leaf traits. The research results had certain theoretical significance and guiding value for the ecological protection of southwest karst vegetation and vegetation restoration of RD ecosystem.

Key Words: rocky desertification degree, community dynamics, plant ordination, redundancy analysis, Guizhou Province

物种多样性是表征群落学的重要指标，在反映植物群落生境差异、群落结构组成和稳定性等方面具有重要的意义。植物功能性状是植物响应环境变化并对生态系统功能有一定影响的植物结构和生理特性，其特性对生态系统结构特征具有一定的响应（Cavender-Bares et al., 2004）。因此，深入探讨植物群落物种多样性和叶片性状的变化规律及其影响因子，可揭示其与环境因子的关系，对于理解和预测整个群落的资源利用及群落结构动态具有重要的意义（Sanchez-Gonzalez & Lopez-Mata, 2005；Wang, 2001）。

喀斯特地区由于脆弱的生态环境与不合理的人类活动，致使喀斯特生态环境恶化，导致石漠化的发生（熊康宁等，2011），加之青藏高原挤压运动使得古老的碳酸盐岩高低起伏，塑造了山地、丘洼地、峰林、峰丛和盆地等高原地貌，地势高差悬殊、地表切割度和地下坡度较大，又为水土流失提供动力（王世杰等，2003；苏维词，2008）。较非石漠化地区，该区具有环境容量小、土壤贫瘠、水土流失严重以及土壤总量小等特点。随着石漠化程度的加剧，使得土壤理化性质具有差异（盛茂银等，2013；王霖娇等，2018），而生境不同又会对植物定居、生长影响显著（Li et al., 2013）。因此，研究石漠化梯度上不同层次植物群落物种多样性和优势种叶片性状的变化特征，揭示不同等级石漠化环境因子与植物群落物种多样性和优势种叶片性状的关系对石漠化治理意义重大。

近年来，一些学者对喀斯特物种多样性及功能性状与环境的耦合关系方面进行探讨，俞月凤等（2018）对广西大化瑶族自治县不同退化程度植被群落物种组成和多样性特征进行研究显示，退化梯度上群落物种组成和多样性指数存在较大差异，且物种多样性指数呈下降趋势。文丽等（2015）研究西南喀斯特地区植物群落沿纬度梯度的演替规律，表明植被演替受生物和环境因素相互作用。秦随涛等（2018）研究贵州茂兰喀斯特森林群落结构与物种多样性，表明光照、水分和土壤条件是植物群落分布的主要因素。盘远方等（2018）[1]研究桂林岩溶石山不同坡向对灌丛植物的性状和土壤的关系发现，叶片厚度受土壤含水量和土壤氮、磷含量影响显著，叶片面积受速效氮含量影响显著，干物质含量受土壤温度和有机碳影响显著。宋海燕等（2018）研究不同程度石漠化对金山荚蒾性状表明，受不同程度石漠化胁迫的加剧，金山荚蒾叶片数、叶面积、比叶面积、茎比和茎径等性状显著降低。目前，在喀斯特地区取得一些进展，但在石漠化地区物种多样性结合植物性状对生境梯度上的变化规律相对较少。

鉴于此，本文选择撒拉溪石漠化示范区，以无、轻度、中度和重度石漠化地区植物群落和优势种为研究对象，利用植物排序和冗余分析等方法，拟探讨：（1）石漠化梯度上物种多样性变化及优势种的叶片性状的变化规律；（2）分析石漠化梯度上环境因子与植物群落

物种多样性和优势种叶片性状的关系，探求影响物种多样性和优势种叶片性状的主要环境因子。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

研究区位于贵州省毕节市撒拉溪石漠化治理示范区，属七星关区六冲河流域，地理位置：105°02'01″—105°08'09″ E，27°11′36″—27°16′51″ N；区内分布着潜在到强度不同等级石漠化地块，主要以轻度石漠化为主；海拔 1 600～2 000 m，大于 10 ℃年积温 3 717 ℃，年平均气温 13 ℃左右，年降雨量在 900~1 000 mm 之间，主要集中在 7~9 月，气候夏秋温暖湿润，春冬寒冷干燥。研究区为喀斯特高原山地生态环境，多峰丛洼地地貌，地形破碎；土壤以黄壤为主，小部分为黄棕壤。区内地带性植被主要为阔叶林、针叶林以及灌丛为主，人为扰动长期存在，导致植被存在不同程度退化。

1.2 研究方法

1.2.1 样方设置与植物调查

于 2018 年 6—7 月，基于对研究区石漠化分布进行广泛的踏查的基础上，以当地植被地带性和典型性为原则，参照熊康宁等（2001）石漠化强度分级标准，在人类活动较少的地区，选取无、轻度、中度、和重度石漠化类型设立 36 个 20 m × 20 m 的样方进行研究，其中，无石漠化（NRD）8 个，轻度石漠化（SRD）8 个，中度石漠化（MRD）10 个，重度石漠化（IRD）10 个（表 1）。将样方划分为 16 个 5 m ×5 m 的小样方进行乔木调查，每个乔木样地按对角及中心设置 5 个 5 m ×5 m 灌木样方和 1 m ×1 m 的草本样方进行调查，并记录物种、胸径、地径、株高、冠幅、盖度和生长状况。

表 1 样地基本信息

Table1 Basic information of sample plots

石漠化等级 Rocky desertification degree	群落优势种 Community dominant species	样地数 Number of plots	中心经纬度 Center longitude and latitude	海拔 Altitude（m）	坡向 Aspect	坡位 Position	坡度 Slope
无石漠化 NRD	华山松+杜鹃+兔儿风 *Pinus armandii* + *Rhododendron simsii* + *Ainsliaea glabra*	2	105°05′40″E 27°16′43″N	2 091~2 110	南坡、西南坡 South slope, southwest slope	中、中 Middle, middle	12°、5°
	亮叶桦+峨眉蔷薇+蕨 *Betula luminifera* + *Rosa omeiensis* + *Pteridium aquilinum*	2	105°05′12″E 27°14′03″N	1 920~1 930	东南坡、东南坡 Southeast slope, southeast slope	上、中 Up, middle	25°、17°
	银白杨+杜鹃+矛叶荩草 *Populus alba* + *Rhododendron simsii* + *Arthraxon lanceolatus*	2	105°05′01″E 27°14′09″N	1 843~1 852	西坡、西坡 West slope, west slope	中、中 Middle, middle	31°、26°
	银白杨+火棘+高羊茅 *Populus alba* + *Pyracantha fortuneana* + *Festuca elata*	2	105°05′09″E 27°13′20″N	1 803~1 811	东南坡、东南坡 Southeast slope, southeast slope	中、上 Middle, up	21°、14°
轻度石漠化 SRD	云南松+白栎+雀稗 *Pinus yunnanensis* +	2	105°04′29″E 27°13′43″N	1 742~1 756	东南坡、东坡 Southeast slope,	下、下 Down,	17°、13°

	Quercus fabri + Paspalum thunbergii				east slope	down	
	亮叶桦+金丝桃+黄毛草莓 *Populus alba +Hypericum monogynum .+ Fragaria nilgerrensis*	2	105°05′06″E 27°14′31″N	1 848~1 860	南坡、南坡 South slope, south slope	中、中 Middle, middle	35°、26°
	华山松+茅栗 *Pinus armandii + Castanea seguinii*	2	105°04′07″E 27°14′34″N	1 870~1 878	西南坡、西南坡 Southwest slope, southwest slope	中、中 Middle, middle	30°、24°
	核桃+缫丝花+黄毛草莓 *Juglans regia + Rosa roxburghii + Fragaria nilgerrensis*	2	105°05′32″E 27°14′09″N	1 677~1 683	东南坡、南坡 Southeast slope, south slope	上、中 Up, middle	7°、10°
中度石漠化 MRD	川榛+猪殃殃 *Corylus heterophylla+ Galium aparine*	2	105°06′09″E 27°15′51″N	2 017~2 025	东南坡、东南坡 Southeast slope, southeast slope	中、下 Middle, down	30°、33°
	火棘+艾 *Pyracantha fortuneana + Artemisia argyi*	2	105°04′52″E 27°13′16″N	1 714~1 728	东南坡、东南坡 Southeast slope, southeast slope	上、上 Up, up	17°、26°
	西南栒子+黄毛草莓 *Cotoneaster franchetii + Fragaria nilgerrensis*	2	105°03′49″E 27°15′00″N	1 810~1 825	西南坡、西南坡 Southwest slope, southwest slope	中、中 Middle, middle	15°、22°
	缫丝花+三叶草 *Rosa roxburghii + Trifolium subterraneum*	2	105°05′52″E 27°15′15″N	1 860~1 869	南坡、南坡 South slope, south slope	中、中 Middle, middle	17°、11°
	栓皮栎+荩草 *Quercus variabilis + Arthraxon hispidus*	2	105°04′59″E 27°14′05″N	1 840~1 854	西南坡、西南坡 Southwest slope, southwest slope	中、下 Middle, down	26°、35°
重度石漠化 IRD	金丝桃+凤尾蕨 *Hypericum monogynum + Pteris cretica*	2	105°04′59″E 27°14′34″N	1 795~1 800	西南坡、西南坡 Southwest slope, southwest slope	下、下 Down, down	38°、31°
	马桑+牛膝菊 *Coriaria nepalensis+ Galinsoga parviflora*	2	105°04′58″E 27°14′07″N	1 820~1 830	西北坡、西北坡 Northwest slope, northwest slope	中、中 Middle, middle	26°、36°
	野艾蒿 *Artemisia lavandulaefolia*	2	105°05′18″E 27°14′19″N	1 742~1 750	东坡、东坡 East slope, east slope	中、中 Middle, middle	12°、23°
	白三叶 *Trrifolium repens*	2	105°05′09″E 27°14′41″N	1 934~1 940	东坡、东坡 East slope, east slope	上、上 Up, up	19°、32°
	小蓬草 *Conyza canadensis*	2	105°05′40″E 27°16′40″N	2 070~2 085	东南坡、东南坡 Southeast slope,	上、中 Up,	24°、34°

	southeast slope	middle

1.2.2 叶片取样与性状的测定

对 14 个优势种（华山松、亮叶桦、银白杨、云南松、核桃、缫丝花、川榛、火棘、马桑、金丝桃、茅栗、杜鹃、白栎、栓皮栎），每一物种选取 5 株成熟的植株，采集不同方向、生长良好、无病虫害且较为成熟的叶片，保证每株植物取 10 个叶片。叶面积（*LA*）采用便携式叶面积仪（YMJ-D）测定；叶片厚度（*LT*）采用数显游标卡尺测量；叶片干质量采用恒温干燥法测定，先于 105 ℃杀青 20 min，再于 60 ℃ 烘干至恒质量，叶片干物质含量（*LDMC*）= 叶干质量/鲜质量（Cornelissen et al., 2003），叶片稳定碳同位素值（$\delta^{13}C$）采用稳定同位素质谱仪测定。

1.2.3 环境因子测定

因石漠化山地土层浅薄且不连续，调查按对角线五点取样法在小样方内取 0~15 cm表层土壤，再将5个采样点的土样混合均匀，带回实验室进行分析。土样分析指标包括土壤含水率（SWC）、pH、有机质（SOM）、全氮（TN）、全磷（TP）、全钾（TK）、碱解氮（AN）、速效磷（AP）和速效钾（AK）等。土壤指标中土壤含水率用环刀法；pH值用电位测定法；全氮用硫酸消煮，通过凯氏定氮仪进行测定；全钾和全磷用硫酸消煮，前者通过火焰光度计测定，后者经过钼锑抗比色后同分光光度计测定；碱解氮通过碱解扩散法测定；速效钾采用中性乙酸铵提取，火焰光度计测定；速效磷采用碳酸氢钠浸提，钼锑抗比色测定；有机质通过浓硫酸-重铬酸钾外加热测定（鲍士旦，2013）。利用 GPS 在样方中心位置 记录其地理坐标和海拔（Altitude），同时记录样方所在坡向（Aspect）、坡位（Position）、坡度（Slope）；岩石裸露率（Percentage of exposed rock）借鉴宋同清等（2010）的方法用网格法测定，土层厚度（Soil thickness）利用土钎和卷尺测定。

1.3 数据处理

1.3.1 植物群落物种多样性测度

应用重要值（important value，*IV*）表示物种在群落中的优势度指标；选用 4 种 α 多样性指数计算群落物种多样性（惠刚盈等，2010）。

乔木层：*IV* =（相对多度+相对显著度+相对频度）/3×100

灌木、草本层：*IV* =（相对多度+相对盖度+相对频度）/3×100

（1）Shannon-Wiener 指数：
$$H'=-\sum_{i=1}^{n} p_i ln p_i$$

（2）Margalef 丰富度指数：
$$R=(S-1)/lnN$$

（3）Pielou 均匀度指数：
$$E=H'/lnS$$

（4）Simpson 多样性指数：
$$\lambda=1-\sum_{i=1}^{n}(p_i)^2$$

式中，P_i 为种 *i* 的个体数占总个体数的比例，*S* 为群落中物种数，*N* 为所有物种的个体总数。

1.3.2 环境数据处理

坡位数字等级表示，上位坡为 1，中位坡为 2，下位坡为 3（邱扬和张金屯，2000）]。坡度分为以下 7 个水平，0 °~0.5 °为水平，0.5 °~2 °为微斜坡，2 °~5 °为缓斜坡，5 °~15 °为斜坡，15 °~35 °为陡坡，35 °~55 °为峭坡，55 °~75 °为垂直壁（杨国栋等，2018）。坡向采用将 0 °~360 °的方位角转换为 0~1 的 *TRASP* 指数（刘秋锋等，2006），其值越大说明坡向越偏向阳坡，反之越向阴坡。其中，0 代表北偏东 30 °，1 代表南偏西 30 °。公式如下：

$$TRASP = \frac{1-\cos[\pi(aspect-30)/180]}{2}$$

式中，*TRASP* 为坡向指数，*aspect* 为方位角度。

1.4 数据分析

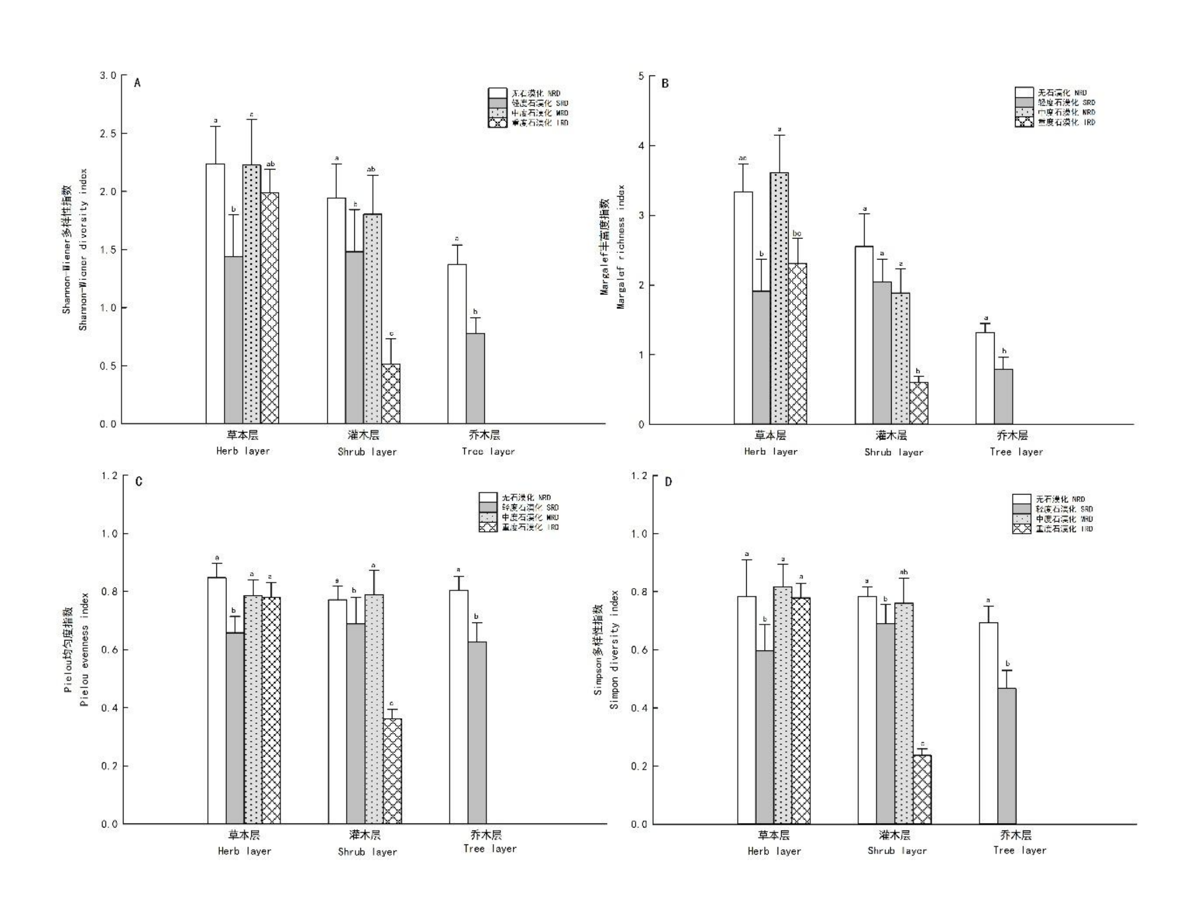
利用 Excel 2016 统计各个样地的物种、叶片性状和环境因子，计算物种的重要值和多样性指数，并对不同等级石漠化物种多样性指数和优势种叶片性状进行单因素方差分析(one-way ANOVA)及 LSD 多重比较通过 SPSS 22.0 软件完成，并使用 Sigma Plot 14.0 制图。CCA 和 RDA 排序采用生物统计学软件 R 软件中的 Vegan 软件包进行统计分析，利用 ggplot2 软件包对二维排序结果制图。

2 结果与分析

2.1 植物群落的物种组成、多样性及主要叶片性状特征

根据 36 个样方资料统计，样地中共有维管植物 188 种，隶属于 69 科 141 属，其中蕨类植物 14 科 17 属 18 种，分别占总科、属、种的 9.57%、12.06 和 20.29%；裸子植物 2 科 2 属 4 种；被子植物 56 科 122 属 166 种，分别占总科、属、种的 81.16%、86.52%和 88.30%。

在调查研究区植物群落的 Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数和 Simpson 多样性指数沿石漠化等级的梯度变化规律基本一致，即各指数在无石漠化地区较高，而在重度石漠化地区较低。Shannon-Wiener 多样性指数和 Margalef 丰富度指数表现为草本层>灌木层>乔木层（图 1：A，B），乔、灌、草 3 个层次的 Shannon-Wiener 多样性指数和 Margalef 丰富度指数在不同等级石漠化间差异较明显。Pielou 均匀度指数和 Simpson 多样性指数在乔、灌、草三层表现较为均衡（图 1：C，D）。轻度石漠化地区除 Margalef 丰富度指数以外，其余 3 个指数在草本和灌木层均中度石漠化>轻度石漠化，且均存在显著差异（$P<0.05$）。



注：不同字母表示之间差异显著（P<0.05）。下同。

Note: Different letters indicate significant difference (P<0.05). The same below.

图 1 植物群落物种多样性随石漠化程度的变化

Fig.1 Variation of plant community species diversity with rocky desertification degree

选取不同等级石漠化植物群落的 14 个优势种进行叶片性状分析，其叶片厚度 *LT* 的分布范围在 0.12~0.66 mm 之间，随着石漠化程度的加剧，*LT* 总体呈增大趋势，无石漠化与中度、重度的 *LT* 差异显著（P<0.05）。*LA* 在 0. 60~44.62 cm^2 之间，随着石漠化程度的加剧，*LA* 总体呈现减小趋势。*LDMC* 在 0.27~0.53 g g^{-1} 之间，在重度石漠化地区 *LDMC* 最大，且与其余 3 个差异显著（P<0.05）。$\delta^{13}C$ 方面，其与石漠化等级呈正相关关系，在重度石漠化地区达到最大。

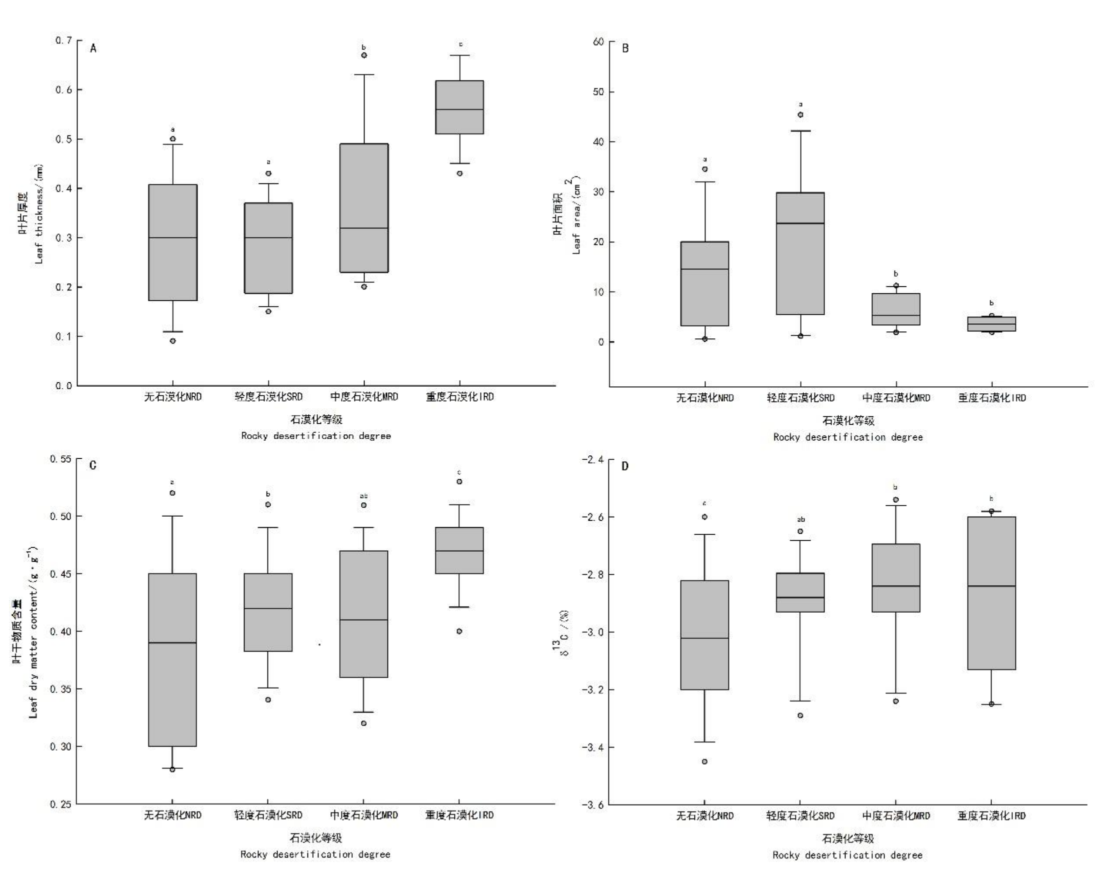


图 2 优势种叶片性状随石漠化程度的变化

Fig.2 Variation of Leaf traits of dominant species with rocky desertification degree

2.2 植物群落分布、多样性与环境因子的关系

通过对研究区 36 个样地的 188 个植物与 15 个环境因子进行典范排序（CCA）得二维排序图。箭头表示环境因子，其与排序轴的夹角说明环境因子与排序轴的相关性程度，箭头的长短说明环境因子与植物群落的相关程度。14 个环境因子解释了 75.26%，前 4 个轴的特征值分别为 0.833 1、0.639 0、0.603 4 和 0.535 3，表明 CCA 分析能够解释部分植物群落空间分布与环境因子的关系（钟娇娇等，2019）。pH 和岩石裸露率与排序轴 1 正相关性最高，且呈极显著相关（P<0.01），与土层厚度、水分含量和有机质负相关性最高，且呈极显著相关（表 2、图 3），说明排序轴 1 主要是反映了植物在不同生境特征梯度的变化，即沿着轴 1 从左到右土层厚度、含水量和有机质逐渐减小，而岩石裸露率和 pH 不断升高。排序轴 2 与坡度、速效磷和海拔正相关性最高，但仅与速效磷、海拔存在极显著相关，与全磷、全钾

负相关最高，说明排序轴 2 主要是反映地形与土壤部分养分的变化，随着海拔的升高和坡度的增大，土壤全磷和全钾的含量之间降低。结合上述分析与排序图箭头指示，表明土壤含水率和土层厚度对该地区植物群落的分布影响较大。

结合样地分类与植物排序结果可以看出，云南松、光皮桦和银白杨等为优势种的群落分布在土层厚度、含水量和养分高的地区；云南松、核桃、茅栗、刺梨等为优势种的群落主要分布在生境质量稍低的阳坡地区；川榛、火棘、西南栒子和栓皮栎等为优势种的群落位于海拔较低,但坡位较高的区域；野艾蒿、白三叶和小蓬草等为优势种的群落位于石漠化等级较高、土壤养分较差的地区。

表 2 CCA 排序环境因子的显著性检验

Table2 Significance test of CCA ordination environmental factors

环境因子 Environmental factors	环境因子与排序轴的相关系数 Correlation coefficient between environmental factors and sorting axis		决定系数 R^2 Coefficient of determination	显著性检验 *Pr* Significance test
	CCA1	CCA2		
pH	0.993 5	0.113 5	0.258 8	0.004**
全氮 TN	-0.998 8	-0.048 2	0.062 2	0.293
碱解氮 AN	-0.936 7	-0.350 1	0.046 1	0.399
全磷 TP	0.383 8	-0.923 4	0.312 9	0.003**
速效磷 AP	0.546 2	0.837 7	0.463 6	0.001***
全钾 TK	0.071 2	-0.997 5	0.437 7	0.001***
速效钾 AK	-0.560 6	-0.828 1	0.400 2	0.001***
有机质 SOM	-0.975 1	0.221 9	0.319 9	0.002**
海拔 Altitude	-0.747 3	0.664 5	0.282 5	0.002**
坡位 Position	-0.962 3	0.272 0	0.180 2	0.027*
坡向 Aspect	-0.748 0	-0.663 7	0.152 4	0.049*
坡度 Slope	0.196 5	0.980 5	0.090 9	0.172
土层厚度 ST	-0.991 1	-0.133 2	0.483 5	0.001***
岩石裸露率 Rock	0.932 3	0.361 7	0.717 0	0.001***
土壤含水量 SWC	-0.955 8	-0.294 1	0.592 2	0.001***

注：***表示在 0.001 水平上显著；**表示在 0.01 水平上显著；*表示在 0.05 水平上显著。下同。

Note: *** means correction significant at the 0.001 level; ** means correction significant at the 0.01 level; * means correction significant at the 0.05 level. The same below.

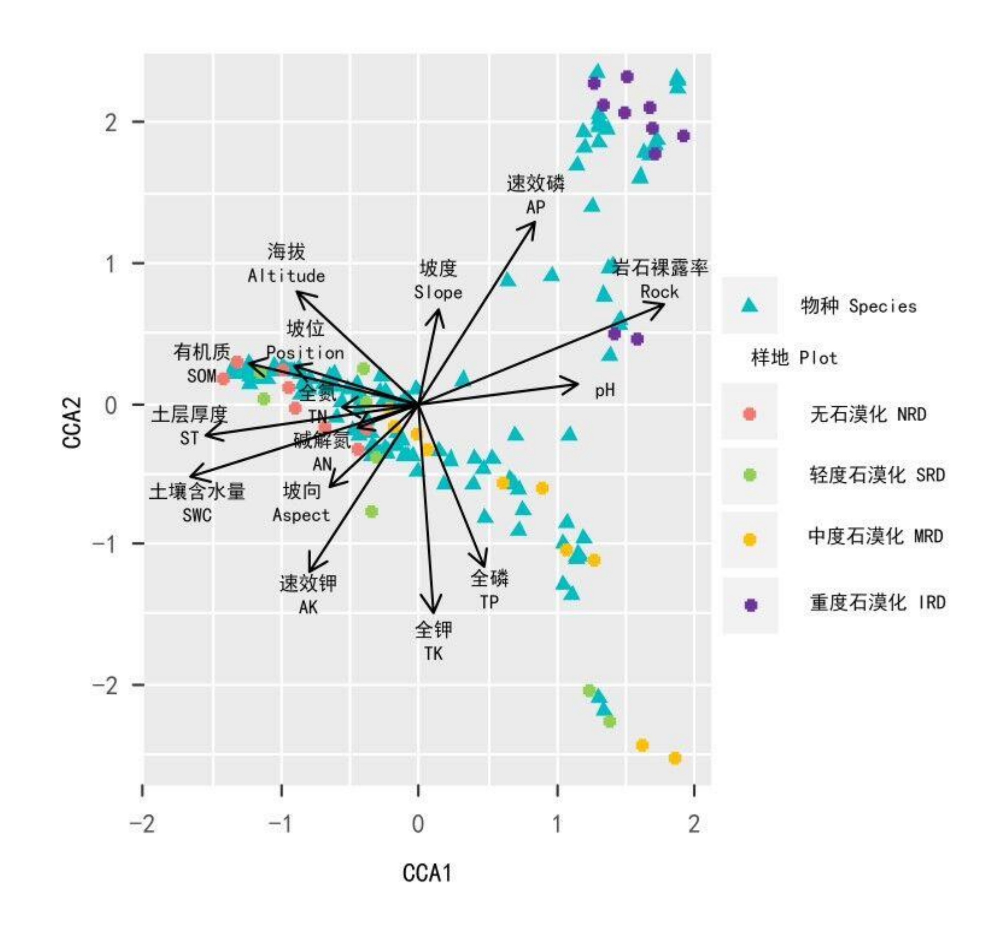


图 3 不同等级石漠化样方、植物的 CCA 排序

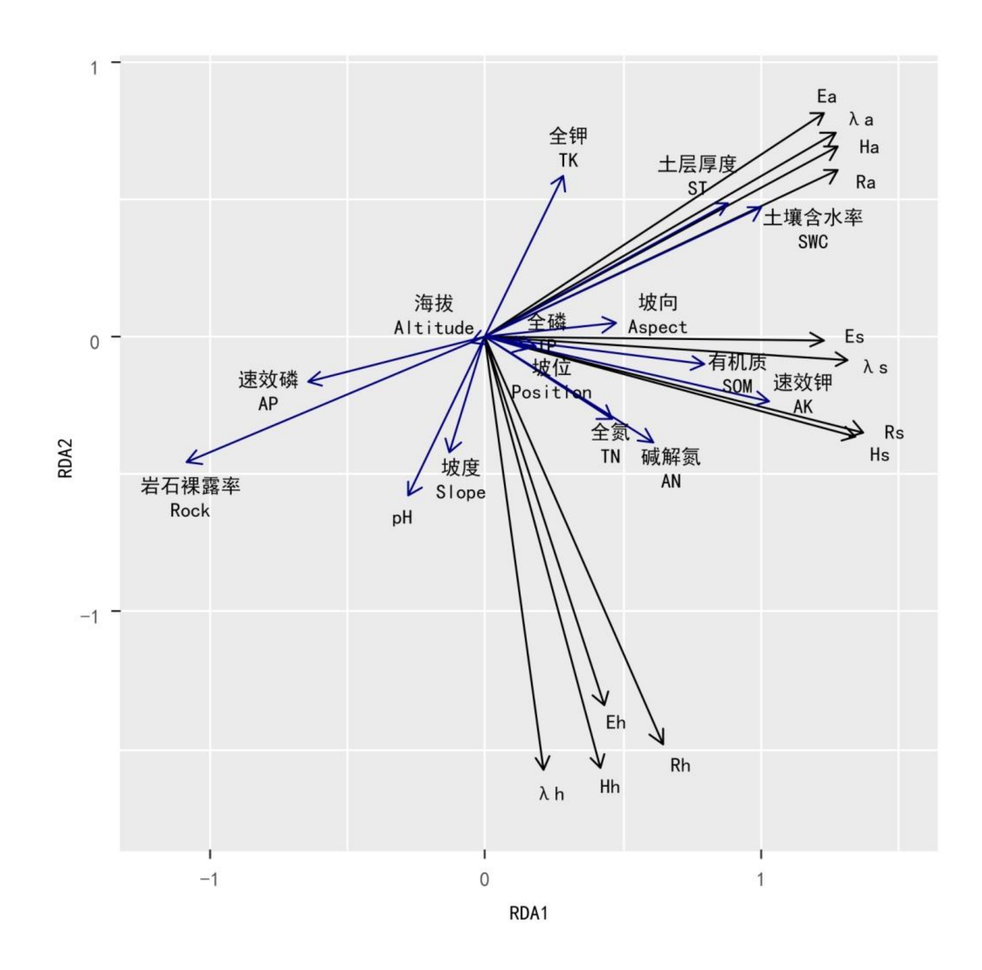
Fig.3 CCA ordination of different grades of rocky desertification samples and plants

通过对的植物的调查，计算每个样地乔、灌、草层的物种多样性指数。然后对各层多样性指数进行 DCA 分析，得到 4 个排序轴的最大长度为 1.669 9，小于 4，因此，选取冗余分析（RDA）进行排序分析，得出前 4 个排序轴的特征值分别为 2.955 6、1.332 7、0.346 7 和 0.065 7，4 轴之和占总特征值的 92.30%，多样性-环境因子累积解释量为 92.84%，说明排序效果良好。与排序轴 1 正相关性最高为有机质和速效钾，与轴 1 最高负相关为速效磷、岩石裸露率（表 3 和图 4），表明排序轴 1 反映岩石裸露程度和土壤速效钾和有机质含量的变化趋势。与排序轴 2 正相关性最高为全钾，与轴 2 最高负相关为坡度、pH，反映排序轴 2 地形与全钾含量的变化趋势。由图 4 可知，乔木层多样性指数与土层厚度、含水率呈正相关，灌木层多样性指数与有机质、速效钾呈正相关，草本层多样性指数与坡度和 pH 呈正相关，而岩石裸露率均与乔、灌、草物种多样性呈负相关，表明石漠化是影响物种多样性的重要因素。

表 3 RDA 排序环境因子的显著性检验

Table3 Significance test of RDA ordination environmental factors

环境因子 Environmental factors	环境因子与排序轴的相关系数 Correlation coefficient between environmental factors and sorting axis		决定系数 R^2 Coefficient of determination	显著性检验 *Pr* Significance test
	RDA1	RDA2		
pH	-0.408 7	-0.912 7	0.302 4	0.003**
全氮 TN	0.817 1	-0.576 5	0.194 6	0.032*
碱解氮 AN	0.824 9	-0.565 3	0.332 7	0.002**
全磷 TP	0.980 5	-0.196 7	0.020 3	0.741
速效磷 AP	-0.960 9	-0.276 9	0.276 5	0.006**
全钾 TK	0.410 3	0.912 0	0.309 4	0.002**
速效钾 AK	0.972 6	-0.232 6	0.688 1	0.001***
有机质 SOM	0.992 0	-0.126 6	0.393 4	0.002**
海拔 Altitude	-0.898 6	-0.438 8	0.002 1	0.971
坡位 Position	0.960 4	-0.278 5	0.014 6	0.794
坡向 Aspect	0.992 5	0.122 4	0.138 4	0.097
坡度 Slope	-0.284 2	-0.958 8	0.144 7	0.073
土层厚度 ST	0.853 1	0.521 8	0.662 8	0.001***
岩石裸露率 Rock	-0.905 3	-0.424 9	0.888 2	0.001***
土壤含水量 SWC	0.887 6	0.460 6	0.790 4	0.001***



注：**R**. Margalef 丰富度指数；**E**. Pielou 均匀度指数； **H**. Shannon-Wiener 指数；**λ**. Simpson 指数。 **a**. 乔木层；**h**. 草本层；**s**. 灌木层。

Note: **R**. Margalef richness index; **E**. Pielou evenness index; **H**. Shannon-Wiener diversity index; **λ**. Simpson diversityindex. **a**. arbor layer; **h**. herbal layer; **s**. shurb layer.

图 4 不同等级石漠化植物物种多样性指数的 RDA 排序

Fig.4 RDA ordination of species diversity indices of different grades of rocky desertification plants

3 结论与讨论

3.1 物种多样性对不同等级石漠化的响应

在研究区调查的 36 个样方中，维管植物 69 科 141 属 188 种，植物主要以草本、灌木为主，其中草、灌植物又以禾本科、菊科、豆科和蔷薇科为主。对比贵州喀斯特高原山地的黔西县猴场村（李瑞等，201）和峰丛洼地紫云县（张承琴等，2015）的植物调查，结果表明石漠化生境下物种简单，两地的植物隶属的科属种低于本研究区植物调查结果，三地纬度近似且植物生境较为相似，但植物调查结果存在差异，表明撒拉溪示范区内的石漠化治理在一定程度上对植物的恢复起到了良好的效果。然而，与未发生石漠化的喀斯特森林群落对比发现，本研究区植物数量和物种丰富度明显低于贵州茂兰喀斯特原生森林群落（秦随涛等，2018）、广西木论喀斯特森林群落（兰斯安等，2016）和广西弄岗喀斯特季雨林植物群落（黄甫昭等，2016），说明发生退化的石漠化生态系统导致植物具有生长速率较慢，种间、个体间生长差异较大，生物多样性较低等特点（侯文娟等，2016），与非石漠化地区相比，石漠化地区植物群落的科属种数量显著较低，然而单属种的数量反而较高，表明石漠化生境下植

物具有较低的数量和丰富度。

喀斯特石漠化独特的二元结构导致水土漏失严重，水、土和养分大量流失在极大程度上限制了植物的生长（王世杰和李阳兵，2007）。本研究结果表明，随着石漠化程度的增加，物种多样性呈现下降趋势，一些耐旱抗瘠薄的草灌物种（火棘、西南栒子、小蓬草、野艾蒿）成为在中度和强度石漠化地区的优势种，并且不存在乔木层，表明石漠化的恶劣生境对植物的定居与生长存在明显的胁迫作用，这与盛茂银等（2015）研究的结果一致。RDA 二维排序图表明乔木层物种多样性较高，土层厚度与含水量对乔木层多样性有显著的作用，Bello et al.（2006）表明从干旱到湿润的梯度上，物种多样性与丰富度逐渐增加，这与本研究结果一致。土壤有机质、速效钾和速效氮对灌木层多样性有显著的作用，而生长强度石漠化地区的多数草本层受制于坡度的控制。有研究表明（李阳兵等，2009；闫东锋等，2010），在一定程度上坡度与石漠化呈正相关，坡度与石漠化共同作用导致水分不断下渗，导致强度石漠化地区土壤含水量较低，生长对水分响应较少的植物，这与本研究结果一致。

3.2 优势种叶片形状对不同等级石漠化的响应

LT 能够指示植物的适应对策，*LA* 是衡量叶片光合能力大小的重要指标，一定程度上也决定了植物生长的快慢（丁曼等，2014），*LDMC* 可反映叶片对干旱气候适应程度（毛伟等，2009）。钟巧连等（2018）研究普定木本植物种性状显示 *LT*、*LA* 和 *LDMC* 平均值分别为 0.17 mm、17.74 cm^2 和 0.40 g g^{-1}，而本研究中，*LT*、*LA* 和 *LDMC* 的平均值分别为 0.36 mm、12.87 cm^2 和 0.42 g g^{-1}，较普定研究区功能性状，本区植物具有较高的 *LT*、*LDMC*，但 *LA* 较低。两地都属于喀斯特地貌，但普定纬度较低且降雨量较大，植物为保存相对较好的次生常绿和落叶混交林，本区植物多是人为扰动较大的落叶乔木和常绿灌木，且植物的生境亦不同，普定灌木处于林冠中下层，而本区灌木除无石漠化地区之外处于中上层。有研究表明（颜萍等，2016），土地类型的小气候调节作用林地>灌木林>农耕地>石漠化裸地。因此，本区植物通过增大 *LT*、*LDMC*、减小 *LA*，运用保守的生存恶劣抵抗恶劣生境条件。本区内不同石漠化生境下优势种叶片性状亦存在差异，*LT* 和 *LMDC* 随着石漠化程度的加剧总体呈现上升趋势，而 *LA* 呈下降趋势，无、潜在与中度、重度石漠化地区优势种 *LT*、*LA* 均存在显著差异，表明中度和重度石漠化地区植物具有较低的生长速率和更强的抗干旱胁迫能力。叶片 $\delta^{13}C$ 是衡量植物水分利用效率最直接的指标，其含量受制于植物和环境的共同作用，其中土壤含水量最为重要（Bello et al., 2006），本研究结果显示，$\delta^{13}C$ 与石漠化等级呈正相关关系，水分利用效率无>潜在>中度>重度石漠化地区，表明重度石漠化地区植物能更好的适应贫瘠生境。

3.3 石漠化梯度上物种多样性、叶片性状与环境因子的相关关系

本文通过 CCA 对物种空间分布的排序得出土层厚度、含水率是影响植物空间分布的重要因素，然后 RDA 进一步研究了石漠化梯度上物种多样性与环境因子之间的相关性，探索 15 个环境因子对物种多样性的影响大小。分析结果说明，排前 6 位环境因子对物种多样性影响为 ROCK>AK>SWC>AN>ST>SOM，表明石漠化是最大影响因子，随着石漠化等级的变化，土壤含水量、厚度和养分亦随之变化，AK、SWC、AN、ST、SOM 是石漠化梯度上植物群落物种多样性和叶片功能性状变化的主导因素，与前人研究结果一致（盛茂银等，2015）。随着石漠化的加剧，表现为群落中植物数量的减少，植被覆盖率和土层厚度降低，使得植物生境昼夜温差大、土壤保水保肥减弱以及干旱化严重，人类干扰严重和生境质量较差的地区一定程度上抑制土壤微生物活性代谢转化，导致土壤速效养分转化慢（黄科朝等，2018）。有研究表明西南喀斯特地区岩石裸露的窝窝土和凹面地形富含土层较厚，保水保肥效果明显，有利于植物定居和生长（文丽等，2015）。

植物利用资源的策略受其生境质量的影响，通过塑造植物功能性状的表型影响不同生境植物的策略（刘旻霞等，2012）。本研究中，RDA 排序轴 1 与岩石裸露率与土壤含水率、

土层厚度、速效钾、碱解氮呈负相关，而本区物种随着石漠化程度加剧，*LT*、*LDMC* 和$\delta^{13}C$呈增大趋势，*LA* 呈减小趋势。在无、轻度石漠化地区，植被覆盖率较高，降低了水土流失作用，控制了生境昼夜温差，在一定程度上提高了土壤生物的活性，加速了土壤养分元素的转化，加之土壤的保水保肥效果的改善，丰富了能被植物直接吸收利用的速效钾和速效氮。因此，植物光合作用的产物更多分配叶面积增长，从而保证更多同化产物供给植物生长；而在中度、重度石漠化地区，水土流失作用明显，植物为适应资源匮乏的环境，将光合产物用于叶干物质和细胞的构建（盘远方等，2018），以保证植物体内水分和养分的储存。因此，植物会加大叶片生物量的增速，增加叶片厚度、叶干物质含量以及提高水分利用率，进一步表明植物性状对群落生境差异具有明显的响应特征。

3.4 石漠化地区植被恢复与重建

石漠化地区植物经过严格的自然选择生存下来，具有石生性、嗜钙性、耐旱性和耐瘠性等适生特点。本研究表明，菊科、禾本科和蔷薇科等在不同程度石漠化地区分布且数量众多，说明此类植物具有较强的适应能力，可以作为强度石漠化地区先锋种以改善初期生态环境。另一方面，随着石漠化程度的加剧，植物叶干物质含量和$\delta^{13}C$值显著增加（杜雪莲等，2008）。本研究 14 个优势种中，川榛、火棘、马桑、金丝桃、缫丝花和栓皮栎等物种的叶片性状在中度、重度石漠化地区体现较好的适生特点，因此，可为石漠化地区植物群落的优化与生态治理发挥作用。

参考文献：

BAO SD, 2013. Soil agricultural chemistry analysis[M]. 3th ed. Beijing: Beijing Agricultural Press: 30-106. [鲍士旦，2013. 土壤农化分析[M]. 第 3 版. 北京：北京农业出版社：30-106.]

BELLO FD, JAN L, SWBASTI MT, 2006. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients[J]. Ecography, 29(6): 801-810.

CAVENDER-BARES J, KITAJIMA K, BAZZAZ FA, 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species[J]. Ecol Monogr, 74(4): 635-662.

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Aust J Bot, 51(4): 335-380.

DING M, WEN ZM, ZHENG Y, 2014. Scale change and dependence of plant functional traits in hilly areas of the loess region, Shanxi Province, China[J]. Acta Ecol Sin, 34(9): 2308-2315. [丁曼，温仲明，郑颖，2014. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖[J]. 生态学报，34(9)；2308-2315.]

DU XL, WANG SJ, GE YG, et al., 2008. Change of plant leaf $\delta^{13}C$ value in karst rocky desertification process and its environmental analysis[J]. Prog Nat Sci, 18(4): 413-423. [杜雪莲，王世杰，葛永罡，等，2008. 喀斯特石漠化过程的植物叶片$\delta^{13}C$值变化及其环境分析[J]. 自然科学进展，18(4)：413-423.]

HOU WJ, GAO JB, PENG T, et al., 2016. Review of ecosystem vulnerability studies in the karst region of Southwest China based on a structure-function-habitat framework[J]. Prog Geog, 35(3): 320-330. [侯文娟，高江波，彭韬，等，2016. 结构—功能—生境框架下的西南喀斯特生态系统脆弱性研究进展[J]. 地理科学进展，35(3)：320-330.]

HUANG FZ, DING T, LI XK, et al., 2016. Species diversity for various associations along an altitudinal gradient in the karst seasonal rainforest in Nonggang[J]. Acta Ecol Sin, 36(14): 4509-4517. [黄甫昭，丁涛，李先琨，等，2016. 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化[J]. 生态学报，36(14)：4509-4517.]

HUI GY, ZHAO ZH, HU YB, 2010. Technical guidelines for structured forest management [M].

Beijing: China Forestry Press: 146-147. [惠刚盈，赵中华，胡艳波，2010. 结构化森林经营技术指南[M]. 北京：中国林业出版社：146-147.]

LAN SA, SONG M, ZENG FP, et al., 2016. Altitudinal pattern of woody plant species diversity in the karst forest in Mulun, China[J]. Acta Ecol Sin, 36(22): 7374-7383. [兰斯安，宋敏，曾馥平，等，2016. 木论喀斯特森林木本植物多样性垂直格局[J]. 生态学报，36(22)：7374-7383.]

LI R, WANG LJ, SHENG MY, et al., 2016. Plant species diversity and its relationship with soil properties in karst rocky desertification succession[J]. Res Soil Water Conserv, 23(5): 111-119. [李瑞，王霖娇，盛茂银，等，2016. 喀斯特石漠化演替中植物多样性及其与土壤理化性质的关系[J]. 水土保持研究，23(5)：111-119.]

LI S, REN HD, XUE L, et al., 2013. The relationship between soil characteristics and community structure in different vegetation restoration in Guangxi karst region[J]. Adv Mater Res, 726-731:4172-4176.

LI YB, WANG SJ, ZHOU MW, et al., 2009. Relationship between karst rocky desertification distribution and slope under different spatial scales[J]. Res Soil Water Conserv, 16(5): 70-72+77. [李阳兵，王世杰，周梦维，等，2009. 不同空间尺度下喀斯特石漠化与坡度的关系[J]. 水土保持研究，16(5)：70-72+77.]

LIU MX, MA JZ, 2012. Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China[J]. Chin J Appl Ecol, 23(12): 3295-3300. [刘旻霞，马建祖，2012. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应[J].应用生态学报，23(12)：3295-3300.]

LIU QF, KANG MY, LIU QR, 2006. Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao Mountain[J]. Chin J Plant Ecol, 30(3): 383-391. [刘秋锋，康慕谊，刘全儒，2006. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释[J]. 植物生态学报，30(3)：383-391.]

MAO W, LIYL, ZHAO XY, et al., 2009. Respondence of leaf traits of three chenopodiaceae plants to soil nutrients, water content and plant density[J]. J Desert Res, 29(3): 468-473. [毛伟，李玉霖，赵学勇，等，2009. 3 种藜科植物叶特性因子对土壤养分、水分及种群密度的响应[J]. 中国沙漠，29(3)：468-473.]

PAN YF, CHEN XB, JIANG Y, et al., 2018. Changes in leaf functional traits and soil environmental factors in response to slope gradient in karst hills of Guilin [J]. Acta Ecol Sin, 38(5): 1581-1589. [盘远方，陈兴彬，姜勇，等，2018. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. 生态学报，38(5)：1581-1589.]

QIN ST, LONG CL, WU BL, 2018. Effects of topographic sites on the community structure and species diversity of karst forest in Maolan, Guizhou Province of southwestern China[J]. J Beijing Fore Univ, 40(7): 18-26. [秦随涛，龙翠玲，吴邦利，2018. 地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响[J]. 北京林业大学学报，40(7)：18-26.]

QIU Y, ZHANG JT, 2000. The ordination axes clustering based on detrended canonical correspondence analysis ordination and its application to the analysis of the ecological gradients of plant communities [J]. Acta Ecol Sin, 20(2): 199-206. [邱扬，张金屯，2000. DCCA 排序轴分类及其在关帝山八水沟植物群落生态梯度分析中的应用[J]. 生态学报，20(2)：199-206.]

SANCHEZ-GONZALEZ A, LOPEZ-MATA L, 2005. Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico[J]. Divers Distrib, 11(6): 567-575.

SHENG MY, LIU Y, XIONG KN, 2013. Response of soil physical-chemical properties to rocky

desertification succession in South China karst[J]. Acta Ecol Sin, 33(19): 6303-6313. [盛茂银，刘洋，熊康宁，2013. 中国南方喀斯特石漠化演替过程中土壤理化性质的响应[J]. 生态学报，33(19)：6303-6313.]

SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China[J]. Acta Ecol Sin, 35(2): 434-448. [盛茂银，熊康宁，崔高仰，等，2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报，35(2)：434-448.]

SONG HY, ZHANG J, ZHAO YJ, et al., 2018. Effects of rocky desertification on growth and biomass accumulation and distribution of terminal twigs in *Viburnum chinshanense* Graebn.[J]. Plant Sci J, 36(1): 103-111. [宋海燕，张静，赵雅洁，等，2018. 不同程度石漠化对金山荚蒾末端小枝的生长和生物量积累及分配的影响[J]. 植物科学学报，36(1)：103-111.]

SONG TQ, PENG WX, ZENG FP, et al., 2010. Spatial pattern of forest communities and environmental interpretation in Mulun National Nature Reserve, karst cluster-peak depression region[J]. Chin J Plant Ecol, 34(3): 298-308. [宋同清，彭晚霞，曾馥平，等，2010. 木论喀斯特峰丛洼地森林群落空间格局及环境解释[J]. 植物生态学报，34(3)：298-308.]

SU WC, 2008. Types division of karst rocky desertification and A tentative survey of its ecological treatment mode[J]. Chin Land Sci , 22(4): 32-37. [苏维词，2008. 喀斯特土地石漠化类型划分及其生态治理模式探讨[J]. 中国土地科学，22(4)：32-37.]

WANG LJ, WANG P, SHENG MY, 2018. Stoichiometric characteristics of soil nutrient elements and its influencing factors in typical karst rocky desertification ecosystems, Southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 38(18): 6580-6593. [王霖娇，汪攀，盛茂银，2018. 西南喀斯特典型石漠化生态系统土壤养分生态化学计量特征及其影响因素[J]. 生态学报，38(18)：6580-6593.]

WANG RZ, 2001. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of vegetative and reproductive shoots of grassland species from North-eastern China[J]. Photosynthetica, 39(4):569-573.

WANG SJ, LI YB, 2007. Problems and development trends about researches on karst rocky desertification[J]. Adv Earth Sci, 22(6): 573-582. [王世杰，李阳兵，2007. 喀斯特石漠化研究存在的问题与发展趋势[J]. 地球科学进展，22(6)：573-582.]

WANG SJ, LI YB, LI RL, 2003. Karst rocky desertification: formation background, evolution and comprehensive taming[J]. Quat Sci, 23(6): 657-666. [王世杰，李阳兵，李瑞玲，2003. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理[J]. 第四纪研究，23(6)：657-666.]

WEN L, SONG TQ, DU H, et al., 2015. The succession characteristics and its driving mechanism of plant community in karst region, Southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 35(17): 5822-5833. [文丽，宋同清，杜虎，等，2015. 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制[J]. 生态学报，35(17)：5822-5833.]

XIONG KN, CHEN YB, CHEN H, et al., 2011. Midas touch——technology and model of rocky desertification control in Guizhou[M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press: 125-139. [熊康宁，陈永毕，陈浒，等，2011. 点石成金——贵州石漠化治理技术与模式[M]. 贵阳：贵州科技出版社：125-139.]

XIONG KN, LI P, ZHOU ZF, et al., 2002. Remote sensing of karst rocky desertification:A typical study of GIS [M]. Beijing: Geological Press: 25-28. [熊康宁，黎平，周忠发，等，2002. 喀斯特石漠化的遥感：GIS 典型研究[M]. 北京：地质出版社：25-28.]

YAN DF, YANG XT, 2010. Quantitative ordination and environmental analysis of woody plant communities in Baotianman, Henan Province [J]. Ecol Environ Sci, 19(12): 2826-2831. [闫东

锋，杨喜田，2010. 宝天曼木本植物群落数量排序与环境解释[J]. 生态环境学报，19(12)：2826-2831.]

YAN P, LIU ZQ, XIAO J, et al., 2016. Microclimate effects of different land use types in demonstration areas for combating karst rocky desertification[J]. Carsol Sin, 2016, 35(5): 557-565. [颜萍，刘子琦，肖杰，等，2016. 喀斯特石漠化治理区不同土地利用方式的小气候效应[J]. 中国岩溶，35(5)：557-565.]

YANG GD, QIAN HR, CHEN L, et al., 2018. Analysis of community structure of *Osmanthus serrulatus* based on TWINSPAN classification and DCCA sequencing [J]. Acta Ecol Sin, 38(9): 3059-3068. [杨国栋，钱慧蓉，陈林，等. 中国特有植物短丝木犀(Osmanthus serrulatus Rehd.)群落结构及其环境解释[J]. 生态学报，38(9)：3059-3068.]

YU YF, HE TG, DU H, et al., 2018. Changes in species composition and diversity of vegetation communities along degradation in karst area of Northwest Guangxi[J]. Guihaia: 1-15[2018-11-30]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134. Q.20180703.1844.020.html. [俞月凤，何铁光，杜虎，等，2018. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征[J/OL]. 广西植物：1-15[2018-11-30]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/45.1134.Q.20180703.1844.020.html.]

ZHANG CQ, WANG PC, LONG CL, et al., 2015. Species composition and biodiversity characteristics in peak cluster-depressions differing in rock desertification of a karst area in Guizhou[J]. J Southwest Univ (Nat Sci Ed), 37(6): 48-53. [张承琴，王普昶，龙翠玲，等，2015. 贵州喀斯特峰丛洼地不同石漠化等级植物群落物种组成和多样性特征[J]. 西南大学学报(自然科学版)，37(6)：48-53.]

ZHONG JJ, CHEN J, CHEN Q, et al., 2019. Quantitative classification of MRT, CCA ordination, and species diversity along elevation gradients of a natural secondary forest in the Qinling mountains[J/OL]. Acta Ecol Sin, 39(1): 1-8[2018-12-11]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2031.Q.20180926.1415.110.html. [钟娇娇，陈杰，陈倩，等，2019. 秦岭山地天然次生林群落 MRT 数量分类、CCA 排序及多样性垂直格局[J/OL]. 生态学报，39(1)：1-8[2018-12-11]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2031.Q.20180926. 1415.110.html.]

ZHONG QL, LIU LB, XU X, et al., 2018. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China[J]. Chin J Plant Ecol, 42(5), 562–572. [钟巧连，刘立斌，许鑫，等，2018. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报，42(5)：562-572.]